Lane Medical Library

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Göttingen.
Direktor: Geheimrat Prof. Dr. Jensen.

Untersuchungen über Elektrotaxis und Elektronarkose bei Wirbeltieren.

Über das Verhalten von Fischen bei der Durchströmung mit Gleichströmem und sinusförmigen Wechselströmen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Medizinischen Fakultät der
Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Ludwig Nicolai
aus Göttingen.

Göttingen 1929.

Druck der Göttinger Handelsdruckerei.

Referent: Geheimrat Professor Dr. Paul Jensen.

Tag der mündlichen Prüfung: 14. Dezember 1928.

Einteilung.

Seite

A. Einleitung und Fragestellung 5

B. Experimenteller Teil 8

1. Versuchsmethodik 8

a) Anwendung kontinuierlicher und unterbrochener galvanischer Ströme 8

b) Anwendung von Wechselströmen sinusoidaler Form . . 10

c) Allgemeiner Versuchsverlauf 12

2. Die Versuche 12

a) Versuche mit kontinuierlichem galvanischem Strom . . 12

b) Versuche mit unterbrochenem galvanischem Strom . . . 15

c) Versuche mit Wechselströmen 19

C. Kurze Zusammenfassung der Versuchsergebnisse 22

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA40154024_0106

A. Einleitung und Fragestellung.

Für eine theoretische Durchdringung des der „Elektrotaxis" und „Elektronarkose" zugrunde liegenden Geschehens ist eine möglichst weitgehende Kenntnis und Vergleichung aller ihrer Erscheinungsformen notwendige Voraussetzung.

Während das Verhalten niederer, meist einzelliger tierischer Organismen unter dem Einflusse elektrischer Durchströmung von vielen Seiten eingehende Bearbeitung gefunden hat, ist dies für Wirbeltiere nicht der Fall. Nachdem Ernst Mach[1]) bei der galvanischen Durchströmung unversehrter Fische positive Galvanotaxis und einen Betäubungszustand hatte auftreten sehen, beschrieb L. Hermann[2]) ähnliche Erscheinungen an Froschlarven und nach ihm, soll Neuburger[3]) Gleiches auch an kleineren Fischen beobachtet haben. Es folgten dann die Untersuchungen von Blasius, Schweizer[4]) und Nagel[5]). Engelen[6]) und Scheminzky[7]) ferner berichteten über die Einwirkung rhythmisch unterbrochener Gleichströme auf Fische. Scheminzky[8]) beschrieb die durch Sinusstrom von 50 Perioden bedingte transversale Elektrotaxis und Wechselstromnarkose.

Offenbar haben wir es bei allen diesen Erscheinungen mit sehr komplizierten Vorgängen zu tun. Welche Organsysteme, ob das zentrale und periphere Nervensystem, die Sinnesorgane oder die Muskulatur vorwiegend unter der Einwirkung des Stromes stehen, welcher Art diese ist, und wie endlich die Wirkungsunterschiede der verschiedenen Stromformen zu deuten sind, ist ungeklärt. Allen genannten Vorgängen aber ist gemeinsam, daß wir sie als Reizbeantwortungen, Reaktionen auf die elektrische Durchströmung ansehen können. Von diesem allgemeinphysiologischen Standpunkt aus erhebt sich hier die Frage, nach

[1]) Ernst Mach, Grundlinien der Lehre von Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875, S. 53.
[2]) Ludimar Hermann, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **37**, 457 (1885).
[3]) Derselbe, Pflügers Arch. **39**, 414 (1886).
[4]) E. Blasius und F. Schweizer, Pflügers Arch. **53**, 493ff. (1893).
[5]) W. Nagel, Pflügers Arch. **59**, 603ff. (1895).
[6]) Engelen, Dtsch. Medizin. Wochenschr. **38**, 1558 (1912).
[7]) F. Scheminzky, Pflügers Arch. **202**, 200 (1924).
[8]) Derselbe, ebenda.

der Art der gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Reiz und Reizwirkungen.

Nernst[1]) hat die Abhängigkeit der Reizschwelle von Intensität und Dauer elektrischer Reize festgestellt. Er fand, in welcher Weise die Intensität eines Stromstoßes verändert werden muß, wenn die Zahl der Stromstöße in der Zeiteinheit vergrößert wird. Reiß[2]) untersuchte die Abhängigkeit der Reizschwelle von der Intensität verschieden frequenter Wechselströme.

In ähnlicher Weise sind die Fragen nach der Beziehung zwischen elektrischem Reiz und Elektrotaxis, bzw. Elektronarkose zu formulieren und zwar:

1. Welche Beziehung besteht zwischen dem Auftreten der Elektrotaxis, bzw. Elektronarkose und der Stromdichte unterbrochener Gleichströme verschiedener Unterbrechungsfrequenz?

2. Welche Beziehung besteht zwischen dem Auftreten der Elektrotaxis, bzw. Elektronarkose und der Stromdichte verschieden frequenter Wechselströme?

Bei unterbrochenen Gleichströmen kommt nicht nur die Änderung der Stromintensität und der sekundlichen Unterbrechungszahl in Betracht, sondern auch das Verhältnis der Dauer der Stromunterbrechung zur Dauer des Stromflusses innerhalb einer Periode, das Periodenverhältnis Leducs[3]), sodaß sich weiterhin die Frage erhebt:

3. Welche Beziehung besteht zwischen Elektrotaxis bzw. Elektronarkose und der Intensität eines nach Unterbrechungsfrequenz und Periodenverhältnis veränderlichen Gleichstromes?

Sollten sich endlich noch quantitative Beziehungen der verschiedenen Stromformen zueinander ergeben, so wäre eine Feststellung in dieser Richtung im Hinblick auf die Anschauungen von Nernst[4]) und Ebbecke[5]) über das Wesen der elektrischen Reizung besonders erwünscht.

Um die soeben formulierten Fragen beantworten zu können, ist die Bearbeitung verschiedener Vorfragen notwendig.

Engelen[6]) und Scheminzky[7]) allein haben Fische mit unterbrochenen Gleichströmen durchströmt. Engelen sah bei

---

[1]) W. Nernst, Pflügers Arch. **122**, 275 (1908).
[2]) E. Reiß, Pflügers Arch. **117** (1907).
[3]) St. Leduc, Ztschr. f. Elektrotherapie. **1903**. S. 374—381 u. 403—410.
[4]) Vgl. Fußnote 1.
[5]) U. Ebbecke, Pflügers Arch. **211**, 773 (1926).
[6]) Vgl. Fußnote 6 auf S. 5.
[7]) Vgl. Fußnote 7 auf S. 5.

einer Unterbrechungsfrequenz von 100 pro Sekunde keine positive Galvanotaxis vor dem Einsetzen des narkotischen Zustandes, während Scheminzky immer eine anodale Einstellung beobachtete. Allerdings standen letzterem nur Unterbrechungsfrequenzen von 10 bis 50 pro Sekunde zur Verfügung. Scheminzky veränderte auch das Periodenverhältnis und gab genaue Daten der Stromdichten, die die verschiedenen Versuchsstadien charakterisieren, worauf später noch zurückzukommen sein wird. Es ist deshalb notwendig, zur Prüfung und Erweiterung der Angaben von Scheminzky und Engelen das Verhalten von Fischen bei der Durchströmung mit unterbrochenen Gleichströmen bei Unterbrechungsfrequenzen über 50 pro Sekunde zu untersuchen.

Über das Verhalten von Fischen unter der Einwirkung von Wechselströmen liegt nur die bereits erwähnte Untersuchung von Scheminzky[1]) vor, und diese betrifft allein 50 periodischen Sinusstrom. Es sind also auch hier die Einwirkungen nieder- und mittelfrequenter Wechselströme zu untersuchen, ehe die quantitativen Zusammenhänge einer Betrachtung unterzogen werden können. In der vorliegenden Untersuchung soll die Beantwortung dieser Vorfragen versucht werden, nämlich:

1. Wie gestalten sich Elektrotaxis und Elektronarkose von Fischen bei der Durchströmung mit unterbrochenen Gleichströmen veränderlicher Frequenz der Unterbrechungen und veränderlichen Periodenverhältnisses?

2. Wie verhalten sich Fische bei der Durchströmung mit sinusoidalen Wechselströmen veränderlicher Periodenzahl?

Einige Beobachtungen bei Vorversuchen mit nichtunterbrochenem galvanischem Strom sollen im Anschluß an die Beschreibung der Methodik mitgeteilt werden.

[1]) Vgl. Fußnote 7 auf S. 5.

B. Experimenteller Teil.

1. Versuchsmethodik.

a) Anwendung kontinuierlicher und unterbrochener galvanischer Ströme.

Notwendig für die Durchführung der Durchströmung von Fischen mit Gleichströmen ist das Vorhandensein einer konstanten Gleichstromquelle und die Möglichkeit, die Stromdichte innerhalb des Durchströmungsgefäßes, in dem sich die Fische befinden, völlig gleichmäßig und sprunglos ändern zu können.

Als Stromquelle[1]) wurde deshalb eine Akkumulatorenbatterie von 15 Zellen verwendet. Ihre Spannung wurde unter Einschaltung eines Stromschlüssels einer Potentiometeranordnung zugeleitet. Diese bestand aus einem besonders konstruierten Flüssigkeitswiderstand, um für die Versuche mit unterbrochenen Gleichströmen und Wechselströmen der Forderung, selbstinduktionsfrei zu sein, zu genügen. Es ist eine lange schmale rechteckige Glaswanne, deren innere Schmalseiten durch je eine Platte aus reiner Retortenkohle vollständig bedeckt sind. Die Kohleplatten sind für die Zuleitung der Batteriespannung mit Drahtklemmen versehen. Den Abgriff des Potentiometers bildet ein dicker Kohlestab, der, geführt durch eine Glasstange, sich durch Betätigung einer Kurbel beliebig langsam und gleichmäßig zwischen den Kohleplatten an den Enden der Glaswanne verschieben läßt. Von Abgriff und einem der fixen Pole führen Leitungen zu dem Durchströmungsgefäß. Zur Messung der Stromintensität ist ein Milliamperemeter, zur Feststellung des Batteriepotentiales und der am Durchströmungsgefäß liegenden Spannung ein umschaltbares Voltmeter eingeschaltet, während durch einen Stromwender die Stromrichtung im Durchströmungsgefäß gewechselt werden kann.

Als Durchströmungsgefäße wurden zwei Glaswannen mit planparallelen Wänden benutzt. Der innere Raum der größeren mißt $14 \times 7 \times 5$ cm, der der kleineren $8 \times 6 \times 4$ cm. Die Schmalseiten sind vollkommen bedeckt von Platten aus reiner Retortenkohle, die mit Drahtklemmen zur Stromzuführung ver-

[1]) Vgl. Schaltungsschema Fig. 1.

sehen sind. Das kleinere Durchströmungsgefäß wurde immer 4 cm hoch mit Leitungswasser gefüllt, sodaß dem Strom innerhalb dieses Gefässes eine Querschnittsebene von 24 qcm Fläche zur Verfügung stand. Der Ohmsche Widerstand der zu durchströmenden Wassersäule betrug bei einer durchschnittlichen Wassertemperatur von 18° Celsius konstant 600 Ohm[1]). Das größere Durchströmungsgefäß maß bei derselben Temperatur und einer immer genau eingehaltenen Füllhöhe von 5 cm durchweg 670 Ohm. Diese Durchströmungsgefäße wurden anch bei den Versuchen mit unterbrochenen Gleichströmen und Wechselströmen verwendet.

Zur Erzeugung von unterbrochenen Gleichströmen wurde in eine der beiden Zuleitungen zu dem Durchströmungsgefäß eine Unterbrechungsvorrichtung eingeschaltet. Dieser Interruptor hat aus den in der Einleitung hervorgehobenen Gründen drei Bedingungen zu genügen: 1. muß die Zahl der Unterbrechungen in der Zeiteinheit in weiten Grenzen veränderlich sein, 2. müssen die Unterbrechungen periodisch in völlig gleichen Zeitabständen erfolgen, und schließlich muß die Möglichkeit vorhanden sein, das zeitliche Verhältnis von Stromschlußdauer zu Stromöffnungszeit innerhalb einer Periode, das sog. Periodenverhältnis Leducs, variieren zu können. Diesen Anforderungen entspricht der Unterbrecher nach Leduc[2]), wie auch seine Modifikation, das Chronaximeter nach Boruttau[3]).

Bei den hier zu beschreibenden Versuchen verwendete ich einen Leduc'schen Unterbrecher, der aber demnächst durch eine andere Konstruktion ersetzt werden soll. Die Bestimmung des jeweilig gewünschten Periodenverhältnisses erfolgt nach einer an dem Apparat angebrachten Skala, deren Richtigkeit durch eine Nacheichung bestätigt wurde. Der Unterbrecher war mit einem Elektromotor, dessen Tourenzahl durch veränderliche Widerstände innerhalb weiter Grenzen variiert werden konnte, durch eine biegsame Welle verbunden. Die Zahl der Unterbrechungen in der Sekunde ist gleich dem Produkt aus der Anzahl der Kontaktgebungen während einer Umdrehung und der sekundlichen Anzahl (n) der Umdrehungen, in unserem Falle gleich 3 n. Die Umdrehungszahl wurde direkt an einem auf Wirbelstromwirkung[4]) beruhenden Tachometer abgelesen. Die Ermittlung der während

[1]) Gemessen mit Hilfe der Kohlrausch'schen Brücke bei Induktionsströmen.
[2]) Vgl. Anm. 3 auf S. 6.
[3]) Boruttau, Ztschr. f. d. gesamte Neurologie und Psychiatrie 83, 284.
[4]) Direkt anzeigender Tourenzähler der Deutawerke, Leipzig.

der Dauer des Stromschlusses innerhalb einer Periode herrschenden Stromintensität geschieht am einfachsten nach Leduc[1]). Für den von einem Strommesser genügend großer Schwingungsdauer (z. B. technisches Drehspulmilliamperemeter) im Stromkreise des unterbrochenen Stromes angezeigten Wert i gilt die Beziehung $i = I/n$, wobei I die während des Stromschlusses tatsächlich vorhandene Intensität und n die Dauer des Stromschlusses in Bruchteilen einer Periode bedeutet. Mit Hilfe dieser Beziehung läßt sich auch das Periodenverhältnis leicht bestimmen.

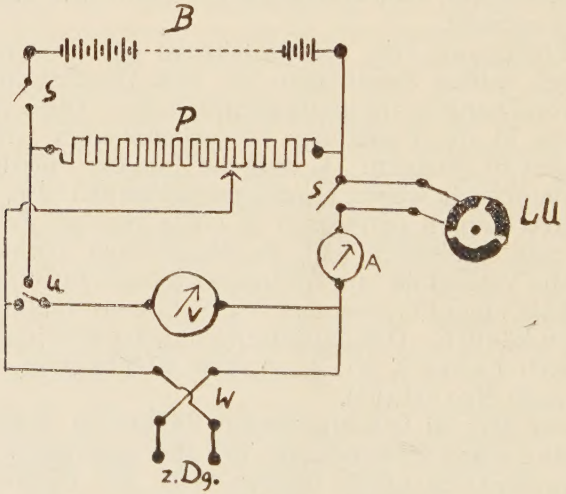

Abb. 1

B = Akkumulatorenbatterie. P = Potentiometeranordnung. A = Milliampèremeter. V = Voltmeter. W = Stromwender. LU = Unterbrecher nach Leduc. U = Voltmeterumschalter. z. Dg. = zum Durchströmungsgefäß. S = Schalter.

Zur Erzielung sehr niedriger Unterbrechungsfrequenzen, etwa 5 bis 10 pro Sekunde, diente ein Ewald'scher Pendelunterbrecher. Das Periodenverhältnis betrug hier ca. 1/10.

b) Anwendung von Wechselströmen sinusoidaler Form.

Für die beabsichtigten Versuche war eine Wechselstromquelle für Sinusströme von etwa 10 bis zu mehreren Hundert Hertz erforderlich. Ich verwendete dazu rotierende Wechselstrom-

[1]) Vgl. Fußnote 3 auf S. 6.

generatoren. Für die Erzeugung der Wechselströme niederer Frequenz diente eine magnetelektrische Maschine mit doppelt-T-Anker in einem permanenten Magnetfelde rotierend[1]), für die Frequenzen von 50 bis etwa 600 Perioden eine sog. Mittelfrequenzmaschine[2]). Die Gleichstromseite der letzteren wurde entgegen ihrer Bestimmung als Erregermaschine für das Feld der eigentlichen Wechselstromdynamo unter Vorschaltung entsprechender Ballast- und Regelwiderstände im Anschluß an das Lichtleitungsnetz als Motor für den Wechselstromteil benutzt. Da bei rotierenden Wechselstromgeneratoren die Periodenzahl von der Umdrehungszahl direkt abhängig ist, geschah die Bestimmung der ersteren durch Ablesung der Drehzahl an einem Tachometer. Der von der Mittelfrequenzmaschine erzeugte Wechselstrom wurde den Durchströmungsgefäßen nicht direkt zugeführt. Es zeigte sich nämlich, daß bei zunehmender Maschinenbelastung,

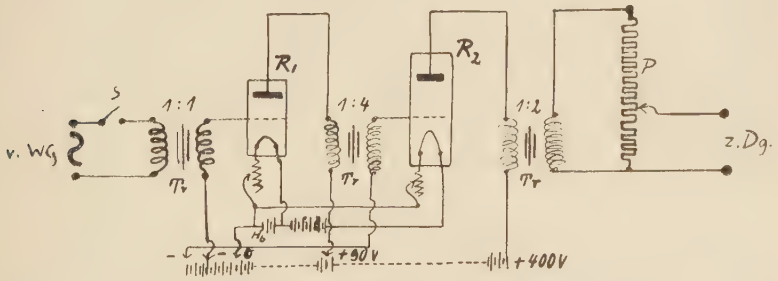

Abb. 2

v. Wg. vom Wechselspannungsgenerator. Tr. Transformatoren f. Niederfrequenzverstärkung. R_1 = Vorverstärkerröhre. R_2 = Hauptverstärkerröhre. H_b = Akkumulatoren zur Glühkathodenheizg. 4 V u. 12 V. P = Potentiometeranordnung. z. Dg. = zum Durchströmungsgefäß.

wie sie durch die Steigerung der Stromdichte im Durchströmungsgefäß während der Versuche gegeben ist, die Tourenzahl und damit die Wechselzahl absank. Deshalb wurden die Wechselspannungen nur zur Steuerung des Anodenstromes von Elektronenröhren verwendet (vgl. Abb. 2). Die Anodenstromschwankungen einer Vorverstärkerröhre, an deren Gitterelektrode die Wechselspannung

[1]) Anrufinduktor, wie sie bisher in Telephonapparaten verwendet wurden, mit Elektromotor verbunden.

[2]) Type C der Telefunkengesellschaft, Leistung 270 Watt bei Fremdantrieb (während des Krieges als Generatoren für Löschfunkenstationen in Flugzeugen verwendet).

lag, steuerten den Anodenstrom einer 50-Watt Senderöhre aus. Die Anodenstromschwankungen der Senderöhre wurden durch einen Transformator geeigneten Übersetzungsverhältnisses in Wechselströme zurückverwandelt, und diese dem Durchströmungsgefäß über die bereits beschriebene Potentiometeranordnung zugeführt.

c) Allgemeiner Versuchsverlauf.

Das zur Verfügung stehende Tiermaterial bestand aus etwa 150 Fischen, zur Hälte Elritzen (Phoxinus laevis), zur anderen Stichlinge (Gasterosteus aculeatus) der verschiedensten Größe, die schon seit Wochen in Aquarien gehalten wurden. Dadurch war gesichert, daß nur kräftige und gesunde Tiere zur Verwendung gelangten. Der allgemeine Versuchsverlauf war folgender: Der dem Aquarium entnommene Fisch wurde sofort in das seiner Größe entsprechende Durchströmungsgefäß verbracht. Nach etwa 20 Minuten wurde dann mit der Durchströmung begonnen. 30 Minuten nach Beendigung der Durchströmung wurde jeder Fisch für sich in ein besonderes, mit Wasserpflanzen besetztes Glas gebracht, und darin auch während des folgenden Tages belassen, um alsdann in ein anderes Aquarium gesetzt zu werden.

2. Die Versuche.

a) Versuche mit kontinuierlichem galvanischem Strom.

Über das Verhalten von Elritzen ist im allgemeinen folgendes zu berichten: Bei langsamer und stetiger Steigerung der Stromdichte halten sich die Fische in Stromlinienrichtung auf, wobei unter Umständen eine Vorwärtsbewegung gegen die Anode auftritt, oft von solcher Heftigkeit, daß die Tiere mit dem Kopf mehrmals dort anstoßen. Kurz bevor dieser Vorgang statthat, ehe also die Stromdichte den für die positive Einstellung erforderlichen Wert erreicht hat, bemerkt man fast ausnahmslos lebhafte Unruhe. Sobald die positive Einstellung erfolgt ist, beginnen die Fische auf die Seite zu sinken, und zwar entgegen den Angaben von Blasius, Schweizer und Scheminzky nur in einem Teil der Fälle auf die der Anode zugewendete Seite[1]). Mit der Seitenlage ist gleichzeitig ein Sinken auf den

[1]) Daß man überhaupt von Kathoden- und Anodenseite sprechen kann, rührt daher, daß die positive Einstellung nicht allein dann stattfindet, wenn die Längsachse des Fisches völlig parallel der Stromlinienrichtung ist, sondern meist ist eine Deviation von dieser um 10—30 Grad und mehr vorhanden.

Boden verknüpft. Die Atmung, die sich schon bei den ersten Excitationserscheinungen beschleunigte, ist jetzt deutlich in ihrer Frequenz erhöht, nicht immer abgeflacht, manchmal sogar vertieft, aber immer regelmäßig. Auf Reizungen erfolgen Abwehrbewegungen, doch ist die Bewegungsspontanëität stark herabgesetzt. Ruhig und ohne Flossenspiel liegt der Fisch auf dem Boden des Durchströmungsgefäßes, nur hin und wieder einige schlängelnde, zur Anode gerichtete Bewegungen ausführend. Wird nun die Stromdichte kontinuierlich erhöht, so sinkt die Atmungsfrequenz noch unter den vor Versuchsbeginn ermittelten Normalwert des betreffenden Individuums. Bezüglich der Atmungsgröße konnte ich keine Gesetzmäßigkeit feststellen. In einzelnen Fällen sah ich Abflachung, in anderen dagegen Vertiefung, einen Cheynes-Stokes'schen Typus, wie ihn Blasius und Schweizer angeben, bemerkte ich nie. Mit Eintritt der Senkung der Atmungsfrequenz setzt eine völlige Reaktionslosigkeit ein. (Galvanonarkose). Die regungslos am Boden liegenden Fische lassen sich ohne die geringste Reaktion drücken, kneifen, stechen und um ihre Längsachse rollen. Gewöhnlich wurden die Tiere 10 bis 15 Minuten in diesem Zustande belassen. Bei plötzlicher Stromöffnung in diesem Stadium verhalten sich die Tiere ganz verschieden. Entweder erfolgt sofort Aufrichten und Umherschwimmen, oder es zeigt sich jener als Galvanohypnose[1]) bezeichnete Zustand. In anderen Fällen sieht man schon nach einigen Augenblicken wiederholte vergebliche Versuche des Aufrichtens, aber es können 5 bis 20, mitunter auch noch mehr Minuten vergehen, ehe die betreffenden Fische wieder ein normales Verhalten zeigen. Dieselben Unterschiede im Modus des Erwachens werden nach langsamem Ausschleichen aus dem Stromkreise beobachtet.

Wird während des Zustandes der Galvalnonarkose die Stromrichtung plötzlich gewechselt, so erfolgt meist eine ruckartige Zuckung des ganzen Körpers mit Bewegung des Kopfes nach oben. Durch Wiederholung dieser Kopfbewegung wird schließlich bewirkt, daß ohne Flossenbewegung der ganze Körper in die neue Stromrichtung mit anodenwärts gerichtetem Kopf geschleudert wird. Während dieses, vor allem bei kleineren Fischen, sehr schnell und augenblicklich ablaufenden Vorganges ist die Atmung völlig unregelmäßig, um mit der Anpassung an

[1]) Galvanohypnose: d. h. die Fische bleiben nach Stromöffnung regungslos liegen, richten sich aber bei der geringsten Erschütterung des Durchströmungsgefäßes auf, und zeigen keinerlei Nachwirkungen der Galvanonarkose.

die neue Stromrichtung sofort das in der Galvanonarkose übliche Bild aufzuweisen. Wird der Fisch passiv in eine von der Stromlinienrichtung abweichende Lage gebracht, so hat das bis zu Winkelstellungen von ca. 50 Grad keinen Einfluß. Bei weiterer Deviation, gleichgültig, ob Kopf oder Schwanz im Scheitel des Deviationswinkels liegen, erfolgt sofort Erwachen. Die betreffenden Fische versuchen, die positive Einstellung in Stromlinienrichtung wieder herzustellen, und fallen nach Erreichung derselben alsbald wieder in Galvanonarkose. Erfolgte die Drehung um genau 90 Grad, so sieht man nichts von irgendeiner Stromeinwirkung.

Diese letztgenannte Festellung gelingt nur selten, denn schon die geringfügigste, kaum sichtbare Lageveränderung des Fisches hat zur Folge, daß das Tier in die positive Einstellung getrieben wird, aber sie ist dennoch von Interesse, wenn man sie zu anderen, sofort zu nennenden, in Beziehung setzt. Es fiel mir schon bei den ersten Versuchen auf, daß die Reizschwelle für Stromschluß bei mir verhältnismäßig groß scheinenden Werten der Stromdichte lag. Weiter fiel auf, daß ein großer Teil der Fische sich bis zur Einnahme der positiven Einstellung fast nur in einer zur Stromlinienrichtung senkrechten Stellung aufhielten, und nur um diese Raumlage pendelnde oder schlängelnde Bewegungen ausführten. Erfolgte die Stromschließung, wenn sich der Fisch zufällig in Stromlinienrichtung befand, so lag die Reizschwelle erheblich tiefer. Zur Klärung dieser Erscheinungen wurde ein Glasrähmchen angefertigt, das den Querschnitt des Durchströmungsgefäßes ausfüllte. In dieses Rähmchen wurde der jeweilig zu untersuchende Fisch mittels sehr dünner Gummischnur eingespannt, derart, daß er eine geringe Bewegungsfreiheit besaß, jedoch nicht dem Rahmen entschlüpfen konnte. An einem Stiele war der Rahmen leicht um horizontale und vertikale, innerhalb der Rahmenebene gelegene Achsen drehbar. Dadurch konnte die angenähert in der Rahmenebene gelegene Längsachse des Fisches in beliebige Richtung zu den Stromlinien gebracht werden. Es ergab sich, daß bei Stichlingen der für die Lage in Stromlinienrichtung ermittelte Schwellenwert um durchschnittlich das Fünffache, bei Elritzen um das Zwei- bis Dreifache vermehrt werden mußte, um in Transversalstellung die erste Schließungszuckung[1]) auftreten zu sehen, unabhängig von der Richtung des Stromes.

[1]) Das Wort „Zuckung" ist hier nicht in dem engeren physiologischen Sinne gebraucht.

Eine Erörterung, wie der Unterschied der Stromempfindlichkeit von Elritzen und Stichlingen gedeutet werden kann, würde hier zu weit führen.

Endlich ist hier noch auf einige andere, von den Beobachtungen Blasius und Schweizers abweichende Eigentümlichkeiten des Verhaltens der von mir untersuchten Fische hinzuweisen. Die beiden Autoren sprechen häufig davon, daß die Atmung im Stadium der Galvanonarkose schwach uud unregelmäßig sei. Ich habe, wie bereits gesagt, immer nur eine Verlangsamung neben Abflachung oder in anderen Fällen Vertiefung gesehen, niemals eine Unregelmäßigkeit oder Veränderung im Sinne des Cheyne-Stockes'schen Atemtypus. Diese tritt erst bei beträchtlicher Steigerung der Stromdichte über das zur Erhaltung der Narkose optimale Maß hinaus ein.

Auch daß die Fische, wenn ihre Längsachse mit der Stromlinienrichtung nicht zusammenfiel, immer auf die der Anode zugewendete Seite fallen, konnte ich, wie schon bemerkt, nur für einen Teil meiner Versuchstiere bestätigt finden. Diese aber ließen sich ohne Abwehr passiv auf die andere Seite drehen, sodaß ich nur mit äußerster Vorsicht von einer etwaigen Beeinflussung der Richtung des Umfallens durch die Stromrichtung sprechen könnte, während Blasius und Schweizer diesen Erscheinungen eine Allgemeingültigkeit zuschreiben und sie mit dem Bilde des sog. galvanischen Schwindels in Zusammenhang bringen. Mir scheint vielmehr, daß hierbei nur die jeweilige Lage des Schwerpunktes des Fisches maßgebend ist. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß Stichlinge im Zustande der Galvanonarkose überhaupt nicht umfallen, sondern mit maximal abduzierten Seitenstacheln zu Boden sinken und auf diesen ruhen. Auch tote Stichlinge, deren Seitenstacheln meist maximal abduziert gefunden werden, sinken ebenso, wenn man sie aus wenigen Zentimetern Höhe über dem Boden im Wasser frei fallen läßt, wovon ich mich oft genug überzeugen konnte. Das ist aus der Verteilung der Massen im Stichlingskörper leicht verständlich. Ich glaube deshalb, eine Stromwirkung auf das Labyrinth als Erklärung für die Richtung des Umfallens ablehnen zu können. Zum anderen sah ich auch niemals bei irgendeinem Fische in irgendeiner Phase der Durchströmung nystagmusartige Augenbewegungen, so sehr ich meine Aufmerksamkeit auf diesen Punkt auch richtete.

b) Versuche mit unterbrochenem galvanischem Strom.

Bei den Versuchen mit Gleichströmen einer Unterbrechungsfrequenz von 10 pro Sekunde treten schon gleich zu Beginn der

Erhöhung der Stromdichte Zuckungen[1]) auf, die anscheinend alle Muskeln des Körpers betreffen und bei Steigerung der Stromdichte stärker werden. Das Tier zuckt bei jeder Stromschließung zusammen, ist aber in seinen Bewegungen nicht wesentlich behindert. Von bestimmten, relativ geringen Stromdichten ab, stößt das Tier, mit dem Kopf zur Kathode gerichtet, auf diese heftig zu. Bei weiterer Erhöhung der Stromdichte legen sich Elritzen auf die Seite, Stichlinge sinken zu Boden und ruhen auf den Bauchstacheln, und zwar immer in kathodischer Einstellung. In diesem Zustande ist von den vorhergehenden heftigen Erregungserscheinungen nichts mehr zu bemerken. Nur ein dauerndes, feinschlägiges Zittern der wenig abduzierten Seitenflossen und ein ebensolches, jedoch kaum sichtbares des Schwanzes sind wahrnehmbar. Die Häufigkeit der Atembewegungen ist herabgesetzt. Auf jegliche, noch so intensive mechanische Reizung erfolgt keinerlei Reaktion von seiten des Tieres (Narkose).

Im Verlaufe eines Versuches geriet eine Elritze durch das geringe Vibrieren ihrer Seitenflossen in eine langsame Drehung, sodaß ihr Kopf schließlich etwas näher der Anode war als der Schwanz. Im selben Augenblick zuckte das Tier zusammen, und brachte sich unter krampfhaften Schleuderbewegungen wieder, in kathodischer Einstellung, in die Stromlinienrichtung.

Wird während dieses Zustandes die Stromrichtung plötzlich gewendet, so wird die neue Kathodenlage aufgesucht. Nach plötzlicher Stromöffnung verharrt der Fisch nur wenige Augenblicke in seiner vorherigen Lage und schwimmt bald ruhig umher. Wird das Stromdichteoptimum für die Herbeiführung der Narkose plötzlich eingeschaltet, so wird unter allen Umständen zunächst immer die kathodische Einstellung aufgesucht. Dann erst sinkt der Fisch völlig unempfindlich zur Seite.

Nachdem ich mich genügend davon überzeugt hatte, daß dieses soeben geschilderte Bild ein unter den genannten physikalischen Bedingungen für alle der Einwirkung dieser Ströme ausgesetzten Fische durchaus charakteristisch und ständig zu reproduzieren ist, untersuchte ich die Wirkungen der Veränderung der Unterbrechungsfrequenz und des Verhältnisses der Stromschlußdauer zur Stromöffnungsdauer.

Bei einer Steigerung der Unterbrechungsfrequenz auf 25 pro Sekunde und einem Periodenverhältnis 1 : 2 suchen die Fische im Beginne der Durchströmung zunächst immer die von den

[1]) Vgl. Anm. 1 auf S. 14.

Gleichstromversuchen her bekannte Transversalstellung auf, in welcher die Tiere keinerlei Exzitationserscheinungen zeigen. Von gewissen Werten der Stromdichte $\hat{c}$ (z. B. Elritze 5 cm lang, $\hat{c}$ = annähernd 0,18 MA/qcm) ab wird diese Transversalstellung aufgegeben, und der Fisch schwimmt sehr schnell nach allen Richtungen im Durchströmungsgefäß umher. Dabei sind der Schwanz und die Seitenflossen ständig in feinschlägiger, manchmal auch grobschlägiger Vibration. Bei weiterer Steigerung der Stromdichte (z. B. Elritze, 5 cm lang, $\hat{c}$ = annähernd 0,21 MA/qcm) stoßen die Tiere mit dem Kopf oft an die Kathode, um dann meist in geringfügiger Abweichung von der Stromlinienrichtung in Seitenlage auf den Boden zu sinken. War vorher die Atmung beschleunigt, so ist sie jetzt unter die Norm erniedrigt, dabei aber völlig regelmäßig. Mit Eintritt der Seitenlage hört die Vibration des Schwanzes und der Flossen auf. Die Sensibilität erlischt ziemlich genau zu derselben Zeit, in welcher man die Frequenz der Atembewegungen sich verlangsamen sieht. Es tritt nunmehr auf Kneifen, Stechen usw. keinerlei Reaktion ein. Nach plötzlicher Stromwendung erfolgt Hochschleudern des Kopfes und des kranialen Rumpfabschnittes. Durch mehrmalige Wiederholung dieser heftigen Bewegung schleudert sich der betreffende Fisch in die neue kathodische Einstellung hinein und schwimmt zuweilen noch auf die Kathode zu, worauf augenblicklich der Zustand der Elektronarkose wieder eintritt. Erhöht man die Stromdichte über das optimale Maß für die Narkose, so verändern sich die Bewegungen der Kiemendeckel, die bisher vollkommen normal erfolgten, in auffälliger Weise.

Betrachtet man einen in Elektronarkose befindlichen Fisch von der Bauchseite her, so kann man sich die Stellung der Kiemendeckel dahin schematisieren, daß die Kiemendeckel beider Seiten in Ruhelage einen bestimmten Winkel mit annähernd geraden Schenkeln bilden. Bei Ab- und Adduktion, entsprechend der gewöhnlichen Inspiration und Exspiration, vergrößert und verkleinert sich dieser Winkel, aber seine Schenkel bleiben geradlinig. Wird die Stromdichte über den optimalen Narkosewert erhöht, so werden nun nicht nur die Exkursionen der Winkelschenkel größer, sondern es biegen sich die distalen Schenkelenden jedesmal nach außen ab, bevor die maximale Abduktionsstellung erreicht wird. Von der Seite gesehen, macht dieser Vorgang den Eindruck, als ob die Kiemendeckel einen randständigen Wulst bildeten.

In dieser Stellung der Kiemendeckel sistiert bei noch weiterer Erhöhung der Stromdichte die Atmung. Wird die Stromdichte dagegen wieder erniedrigt, so setzen die Atembewegungen langsam und anfänglich sehr unregelmäßig wieder ein, werden aber nach und nach frequenter und regelmäßiger. Nach vollständiger, plötzlicher oder langsam ausschleichend erfolgender Stromöffnung bleiben die Fische gewöhnlich noch kurze Zeit in Seitenlage, machen aber bald Versuche, sich aufzurichten und schwimmen nach wenigen Minuten ruhig umher.

Erwähnenswert ist ferner aus dieser Versuchsreihe, daß eine Elritze von 5 cm Länge nicht in kathodischer, sondern in anodaler Einstellung in den Zustand der Galvanonarkose kam, und sich auch bei plötzlicher Stromwendung in anodische Einstellung begab. Bei Frequenzsteigerung auf 50 pro Sekunde kam jedoch einmal auch eine kathodische Einstellung zur Beobachtung. Andere Elritzen derselben Größe zeigten dagegen immer die kathodische Einstellung.

Weitere Erhöhung der sekundlichen Anzahl der Unterbrechungen und Veränderungen des Periodenverhältnisses haben nichts besonders Auffälliges zur Folge, doch verschwinden bei zunehmender Frequenz der Stromstöße die anfänglichen Vibrationen des Schwanzes und der Seitenflossen immer mehr.

Am deutlichsten wird der Unterschied zwischen der elektrotaktischen Wirkung der kontinuierlichen und der unterbrochenen Gleichströme, wenn man während des durch zerhackte Gleichströme bedingten Narkosezustandes den Unterbrecher kurzschließt, sodaß im selben Augenblick nur reiner Gleichstrom zur Einwirkung kommt. Die Fische versuchen sofort, sich aus der kathodischen in die anodische Einstellung zu begeben. In ihr, also mit dem Kopf der Anode zunächst, fallen sie von neuem auf die Seite. Es sei hier eines der Versuchsprotokolle wiedergegeben:

17. 1. 1928. Elritze, 7 cm lang, Stromart: Unterbrochener Gleichstrom (Leduc-Unterbrecher), Frequenz: 50 pro Sekunde, Periode 1/2. Elektrodengröße 7 × 5 cm, Abstand 14 cm. Wassertemperatur zu Beginn des Versuches 19,5 Grad. Gesamtwiderstand im Durchströmungsgefäß = 660 Ohm (Leitungswasser). Erste Schließungszuckung bei 1,75 MA, bei 3 MA Atmungsbeschleunigung. Bei Stromverstärkung: lebhafte Unruhe, Seitenlage in Kathodenstellung, Atmung beschleunigt, (160 – 170 pro Minute). Aufrichtung des Kopfes; dann wieder Seitenlage, Sensibilität stets erhalten. Steigerung auf 4,5 MA: Atmung verlangsamt (100

pro Minute, während 140 pro Minute normal) Sensibilität erloschen, keinerlei Reaktion auf Stechen, Kneifen usw. In diesem Zustande 10 Minuten belassen, dann plötzliche Stromöffnung. Keinerlei Zuckung, Seitenlage noch 1 Minute, dann Versuch der Aufrichtung, auf Reizung nur schwache Abwehrbewegung. Atmung wird allmählich normal frequent. Stromwendung und sofort anschließend plötzliches Einschalten des Narkoseoptimums: Sofort Hochschnellen und kathodische Einstellung, Seitenlage, völlig unempfindlich, Atmung 100 pro Minute. 5 Minuten in diesem Zustande belassen, dann langsame Stromminderung, bei 3,7 MA erste Spontanbewegung (Lateralflexion des Kopfes). Nach 1 Minute bei derselben Stromintensität mehrmals dieselbe Bewegung, Tier bleibt noch in Seitenlage, Atmung 140 pro Minute, bei 1,9 MA Aufrichtung in normale Lage. 2 Minuten nach völliger Stromöffnung normales Verhalten. Gesamtdauer der Stromwirkung 30 Minuten. Wassertemperatur bei Versuchsende 19,7 Grad.

Kurz zusammengefaßt, ist die Reihenfolge der Erscheinungen bei langsamer Steigerung der Intensität unterbrochener Gleichströme folgende: Zunächst Vibration und Zuckungen des Gesamtkörpers bei den niedrigen Frequenzen bis etwa 50 Unterbrechungen in der Sekunde, (bei höheren Unterbrechungsfrequenzen keine Vibration), oft Transversalstellung ohne sonstige sichtbare Stromwirkung, dann lebhafte Unruhe, heftiges Umherschwimmen, Erhöhung der Atmungsfrequenz, Einnahme der Kathodenstellung, Seitenlage. Atmungsverlangsamung und mit letzterer zugleich eintretende vollkommene Analgesie.

c) Versuche mit Wechselströmen.

Bei der Durchströmung von Elritzen mit Wechselstrom von 10 Perioden zeigte sich schon bei Stromdichten von 0,05 MA/qcm[1]) lebhafte Unruhe mit Atmungsbeschleunigung. Nach Stromverstärkung wird häufig die schon von den Gleichstromversuchen her bekannte Transversalstellung aufgesucht, die von Scheminzky auch für Wechselstrom von 50 Perioden beschrieben wird. Sobald jedoch ein Tier um etwa 30 Grad von dieser abweicht, kommt sein ganzer Körper in heftige rhythmische Zuckungen, wobei die sekundliche Anzahl der Stromwechsel, wie bei den Versuchen mit unterbrochenen Gleichströmen, maßgebend für die

[1]) Dieser Wert ist mit den z. Zt. zur Verfügung stehenden Meßeinrichtungen der geringste noch exakt ablesbare.

Anzahl der Zuckungen in der Zeiteinheit zu sein scheint. Immer wieder wird während dieses durch die Heftigkeit seiner Erscheinungen besonders auffallenden Stadiums die Transversalstellung einzunehmen versucht, ohne daß aber mit Einnahme dieser völlige Ruhe einträte, wie Scheminzky angibt. Bei weiterer Erhöhung der Stromdichte zeigen sich erste Anfänge des Seitwärtsfallens. Die rhythmischen Zuckungen der Gesamtmuskulatur sind nur noch als stärkere oder geringere Vibrationen bemerkbar. Reizt man den Fisch durch eine Berührung, so schnellt er hoch und sinkt in Seitenlage langsam zu Boden, aber nur, wenn durch die Bewegung eine Aufgabe der Transversalstellung bewirkt wurde. Er zeigt nunmehr keinerlei Anzeichen von Excitation. Narkose tritt nur ein, wenn die Transversalstellung aufgegeben ist, derart, daß die Längsachse des Fisches gegenüber der transversalen Richtung einen Winkel von mehr als 20 bis 30 Grad bildet. Während also in reiner Transversalstellung nach meinen Beobachtungen eine vollkommene Ruhe nicht zu erzielen ist, und Exzitationserscheinungen immer wahrnehmbar bleiben, wird durch dieselben Stromdichten bei mehr als 30 Grad betragenden Abweichungen von der Transversalstellung Narkose bewirkt. Vollkommen bewegungslos und unempfindlich liegen die Fische am Boden des Durchströmungsgefäßes. Die Atmung ist verlangsamt, manchmal abgeflacht, in anderen Fällen wieder vertieft, immer jedoch völlig regelmäßig. Um die Aufgabe der Transversalstellung herbeizuführen, ist oft keinerlei äußere Einwirkung notwendig, denn häufig sah ich Fische spontan die Transversalstellung aufgeben und damit in Narkose geraten. Diese ertragen sie 20 bis 30 Minuten ohne jede Schädigung.

Bemerkenswert sind die Kompensationsbewegungen der Augen während der Seitenlage oder passiver Veränderung derselben.

Vermindert man während der Elektronarkose die Stromdichte langsam bis Null, so erfolgt keine Veränderung des Zustandsbildes, nur die Atmung wird nach und nach normal frequent. Dieselben Stromdichten also, die vor Beginn der Narkose die geschilderten, außerordentlich heftigen Erregungserscheinungen bewirken, lassen während des Ausschleichens aus der Narkose jegliche Reizwirkung vermissen. Nach erfolgter Stromöffnung zeigen die Fische erst im Verlaufe von einer halben bis 10 Minuten die ersten Spontanbewegungen. Wiederholt man jetzt sofort die Steigerung der Stromdichte bis zum Narkoseoptmimum, so bleiben alle Erregungserscheinungen aus, und nur die Atmung ist zunächst beschleunigt. Nach plötzlicher Stromöffnung verhält sich der Fisch genau so wie

nach Ausschleichen aus dem Stromkreis, d. h. die ersten Spontanbewegungen erfolgen erst eine halbe bis 10 Minuten später. Man hat bei allen Versuchen mit Wechselströmen den Eindruck, daß die Nachwirkungen dieser Stromart bedeutend intensiver und länger anhaltend als bei den Versuchen mit Gleichströmen sind. Erhöht man progressiv die Periodenzahl der zur Einwirkung gelangenden Wechselströme, so zeigt sich im wesentlichen immer dasselbe Verhalten und zwar, der Reihe nach: Transversalstellung, Excitation, Abweichung von der Transversalstellung und schließlich Narkose mit Atmungsverlangsamung. Man erkennt jedoch, das mit wachsender Periodenzahl die vor Eintritt der Narkose vorhandenen Kontraktionen der Gesamtmuskulatur an Intensität abnehmen, um bei Periodenzahlen über 500[1]) im allgemeinen gänzlich zu verschwinden.

Anschließend eines der Versuchsprotokolle:

7. 1. 1928. Elritze 5,3 cm lang. Stromart: Wechselstrom 130 Perioden. Durchströmungsgefäß: Elektrodengröße 7 × 5 cm, Abstand 14 cm. Ohmscher Widerstand bei Leitungswasserfüllung und Wassertemperatur 17 Grad 608 Ohm. Erste Reaktion in Längsstellung bei Stromdichte $\delta = 0{,}13$ MA/qcm. Meist Transversalstellung, lebhafte Unruhe, wenn in Längsstellung geratend, mittelstarke Vibration. Bei $\delta = 0{,}3$/qcm, manchmal zur Seite fallend, wenn in Längslage geratend; meist aber schlängelnd in Transversalstellung sich aufhaltend. Atmung unregelmäßig und forciert. Bei $\delta = 0{,}5$ MA/qcm aus Transversalstellung in längslage kehrend, Atmung bleibt unregelmäßig, oft zur Seite fallend, noch spontane und Abwehrbewegungen. Bei $\delta = 0{,}7$ MA/qcm völlig ruhig, unempfindlich, Atmung klein und verlangsamt, aber regelmäßig. In Narkose 4 Minuten belassen, dann passiv in Transversalstellung gebracht: Ruhig liegenbleibend. Atmung wird tiefer, aber manchmal unregelmäßig. Fisch läßt sich ohne Reaktion auf die andere Seite drehen, liegt lang ausgestreckt, völlig bewegungslos und unempfindlich auf dem Boden. In diesem Zustand 15 Minuten belassen. Nach Stromausschleichen wird Atmung tiefer und normal frequent. Fisch bleibt regungslos in Seitenlage liegen, nach zufälliger Gefäßerschütterung erfolgt sofort Aufrichtung, mehrmals noch Umfallen, nach 6 Minuten normales Verhalten.

[1]) Für den letztgenannten Wert von 500 Perioden kann ich mich in Anbetracht der Stromerzeugung durch rotierende Generatoren nicht völlig verbürgen. Es sollen alle diese Fragen noch einmal mit reinen sinusförmigen und von Oberschwingungen freien Wechselströmen nachgeprüft werden.

C. Kurze Zusammenfassung der Ergebnisse.

An Hand der vorstehend mitgeteilten Versuche lassen sich die oben (S. 7) gestellten Vorfragen in eindeutiger Weise beantworten.

Um einen besseren Überblick zu gewinnen, erscheint es vorteilhaft, die bei der elektrischen Totaldurchströmung von Fischen auftretenden Erscheinungen in a) rein motorische, b) elektrotaktische und c) elektronarkotische einzuteilen.

Fehlen bei nicht unterbrochenen galvanischen Strömen die rein motorischen Effekte bei langsam progressiver Steigerung der Stromdichte vollkommen, so sind sie bei unterbrochenen galvanischen Strömen und sinusförmigen Wechselströmen sehr deutlich ausgeprägt. Sie äußern sich bei der Durchströmung mit unterbrochenen Gleichströmen in Zuckungen[1]) der Gesamtmuskulatur im Rhythmus der Stromstöße. Die Zuckungsgröße nimmt mit zunehmender Unterbrechungsfrequenz ab, und kommt bei einer Unterbrechungszahl von 50 pro Sekunde nur noch als feinschlägige Vibration zum Ausdruck, um bei Frequenzen oberhalb dieses Wertes Null zu werden. Die motorischen Wirkungen der Wechselströme sind dieselben, verschwinden aber erst bei Periodenzahlen über 500.

An elektrotaktischen Erscheinungen treten bei nicht unterbrochenen galvanischen Strömen: anodische Einstellung (Kopf zur Anode gerichtet) in Stromlinienrichtung, bei unterbrochenen Gleichströmen: anfänglich Transversalstellung und zeitlich folgend kathodische Einstellung in Stromlinienrichtung, bei Wechselströmen: transversale Einstellung auf.

In der elektronarkotischen Wirkung der verschiedenen Stromformen zeigt sich in qualitativer Hinsicht kein Unterschied.

Nach der Feststellung, daß innerhalb weiter Grenzen den Veränderungen der physikalischen Versuchsbedingungen bestimmte, im Vorhergehenden charakterisierte physiologische Erscheinungen folgen, sollen weiterhin die quantitativen Beziehungen zwischen Reiz und Reizwirkung genauer untersucht werden.

---

[1]) Vgl. S. 14 Anm. 1.

Lebenslauf.

Am 21. August 1904 wurde ich in Lippstadt i. W. als Sohn des Eisenb.-Oberinspektors Curt Nicolai geboren. Meine Schulbildung erhielt ich auf der Oberrealschule zu Göttingen, und bestand hier am 13. Febr. 1923 die Reifeprüfung, um mich sodann dem Studium der Medizin an den Universitäten zu Göttingen, Würzburg und Breslau zu widmen. Die ärztliche Vorprüfung bestand ich in Göttingen am 5. März 1925, das ärztliche Staatsexamen am 15. Juni 1928 ebenfalls in Göttingen vollständig.

Während des Winter-Semesters 1925/26 war ich am Göttinger Anatomischen Institut in Vertretung eines Assistenten auf dem Präpariersaal tätig. Am 15. Juni 1927 erhielt ich für die Bearbeitung der medizinischen Preisaufgabe von der Universität Göttingen den halben Preis zuerkannt. Nach Beendigung des Staatsexamens wurde ich mit der Verwaltung der planmäßigen Assistentenstelle am hiesigen Physiologischen Institut beauftragt.